

М.В. Костина, Н.С. Барабанщикова

Московский педагогический государственный университет,
119991 г. Москва, Российская Федерация

Некоторые аспекты формирования кроны сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.)¹

Формирование кроны у *Pinus sylvestris* L. рассматривается с позиций концепций архитектурных моделей и реитерации. Специфика реитерационных комплексов *P. sylvestris* заключается в отсутствии спящих почек в основании годичных комплексов и сосредоточении почек возобновления в дистальной части годичного прироста. Функцию спящих почек у данного вида выполняют боковые почки, расположенные под мутовкой веток, и верхушечные почки брахибластов. Последние могут выполнять также и функцию почек регулярного возобновления. Спящие почки первого типа обычно сохраняют жизнеспособность до 5 лет, а второго – до 4. У *P. sylvestris* естественное старение и отмирание скелетных осей не вызывает формирование вторичной кроны, способной замещать первичную. Однако у данной древесной породы в ответ на травматические повреждения одно-трехлетних побеговых систем, к которым можно отнести и формирующую обрезку, легко возникают реитерационные комплексы. Более серьезные повреждения могут привести к гибели дерева.

Ключевые слова: *Pinus sylvestris* L., спящие почки, вторичная крона, формирующая обрезка.

¹ Работа частично выполнена в рамках проекта 565403-EPP-1-RU-EPPJMO-Module «Environment and ecological technologies in urban areas: EU policy and best practices» по программе Erasmus +.

M.V. Kostina, N.S. Barabanshchikova

Moscow Pedagogical State University,
Moscow, 119991, Russian Federation

Some features of crone formation in common pine (*Pinus sylvestris* L.)²

We consider the crone formation in common pine *Pinus sylvestris* L. from the point of view of the architectural model and reiteration concepts. Reiteration complexes in *P. sylvestris* lack dormant buds at the base of annual complexes while regeneration buds are concentrated at the distal part of an annual shoot. The function of dormant buds in this species is shifted to lateral buds located under branch whorls, and terminal buds of brachyblasts. The latter can also function as regular regeneration buds. Dormant buds of the first kind remain alive usually for up to 5 years, those of the second kind remain alive up to 4 years. Natural aging and death of skeletal axes in *P. sylvestris* doesn't lead to the formation of a secondary crone able to replace the primary one. However, reiteration complexes easily appear in this tree as a response to traumatic damage, including pruning, of two- to three-year-old shoot systems. More severe damage may lead to the death of a tree.

Key words: *Pinus sylvestris* L., dormant buds, secondary crone, pruning.

Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) – одна из самых распространенных хвойных древесных пород в России. Огромно ее средообразующее, природоохранное, экологическое и социальное значение.

Сосна обыкновенная по классификации жизненных форм И.Г. Серебрякова (1962) относится к одноствольным деревьям лесного типа. Эта древесная порода имеет архитектурную модель Massart или Rauch, для которых характерны моноподиальное нарастание, акротонное ветвление и резко выраженное различие в интенсивности и направлении роста, морфологии и долголетию главного ствола и боковых ветвей [Серебряков, 1962].

² The work was partially implemented within the framework of the project 565403-EPP-1-RU-EPPJMO-Module «Environment and ecological technologies in urban areas: EU policy and best practices» on the program Erasmus +.

Специфика кроны дерева определяется не только процессами, описываемыми концепцией архитектурных моделей [Hallé et al., 1978], но и концепцией реитерации [Там же; Barhtélémy et Caraglio, 2007]. Реитерацию определяют как морфогенетический процесс, посредством которого организм восстанавливает свою собственную архитектурную модель. Реитераты могут возникать в ответ на естественное старение осей, травматические события или при улучшении ресурсного обеспечения дерева [Там же]. Образование реитерационных комплексов обычно связано со спящими почками, хотя есть и другие механизмы восстановления архитектурной модели.

У всех лиственных пород умеренной зоны в результате естественного старения оси архитектурной единицы начинают отмирать с дистального конца. Этот процесс вызывает инициацию спящих почек, расположенных в средней и проксимальной частях этих осей. Образующиеся из спящих почек побеги замещают отмирающий участок материнской оси, что приводит к формированию вторичной кроны, которая постепенно заменяет первичную [Шитг, 1958; Серебряков, 1962; Мазуренко, Хохряков, 1991; Kostina et al., 2015; Костина и др., 2016]. Вторичная крона образуется и у многих хвойных, например, у представителей родов *Picea*, *Abies*, *Taxus* [Gruber, 1988; Романовский, 2002; Костина, Барабанщикова, 2016]. Кроме того, благодаря реитерационным комплексам происходит восстановление растений даже при очень серьезных травмах.

И.Г. Серебряков (1962), изучавший формирование кроны сосны обыкновенной в процессе онтогенеза, отмечал, что спящие почки у этой древесной породы сохраняют жизнеспособность непродолжительный период времени, поэтому о наличии вторичной кроны, образование которой связано со спящими почками, он не упоминает. В работах М.М. Котова (1997), О.И. Евстигнеева (2015), М.В. Ермаковой (2017) также не сообщается о вторичной кроне сосны обыкновенной. Специфике строения, расположения спящих почек и формирующихся из них побегов посвящены работы Ф.А. Чепика (1969, 1974).

Сосна обыкновенная – широко распространенное в культуре дерево, достигающее 30–40 м высоты. Используют сосну обыкновенную в основном для озеленения парков. Однако в последнее время в нашей стране стало модным проводить декоративную обрезку сосны обыкновенной. Эта процедура позволяет сдерживать рост дерева, формировать компактную крону и высаживать сосну обыкновенную на личных приусадебных или дачных участках.

В природе зимой и ранней весной косули и лоси нередко объедают молодые побеги сосны обыкновенной и тем самым влияют на формирование кроны дерева.

В многочисленных рекомендациях по проведению обрезки сосны обыкновенной [Обрезка сосны...; Обрезка кроны] дается подробное описание этой процедуры, но нет объяснений, за счет каких механизмов достигается желаемый результат. Понимание особенностей формирования побегов и побеговых систем позволит грамотно объяснять результаты проведения обрезки и механизмы восстановления кроны после травмирования деревьев животными.

Материалы и методы

Исследование проводили в Московской области.

У виргинильных и генеративных растений нормальной, пониженной и низкой жизнеспособности изучали строение удлиненных и укороченных побегов, принимающих участие в формировании ствола и ветвей разных порядков. Отмечали положение побегов, образующихся из спящих почек.

У виргинильных растений (v1, v2) обрезали одно-четырёхлетние верхушки стволов и ветвей. Обрезку проводили зимой, весной и в июне 2016 г., летом 2017 г. изучали последствия этой процедуры.

Поврежденные дикими животными (косулями и лосями) растения исследовали в посадках сосны в окрестностях центральной усадьбы заповедника «Брянский лес» в начале июля 2017 г.

Результаты

Спящие почки сосны обыкновенной:
локализация и длительность существования

Для сосны обыкновенной, как и для всех видов этого рода, характерно два типа побегов: удлиненные (ауксибласты) и укороченные (брахибласты) [Troll, 1937; Серебряков, 1962]. На ауксибластах располагаются только чешуевидные листья, а ассимилирующие листья (хвоинки) развиваются на брахибластах. Исключение составляют проростки сосны обыкновенной, у которых на стебле спирально располагаются хвоинки ювенильного типа [Там же; Евстигнеев, 2014].

Для всех видов сосен характерно внутриветочное ветвление. В результате этого процесса уже в зимующей вегетативной почке можно обнаружить не только зачаточный удлиненный побег с зачаточными верхушечной и боковыми почками, но и многочисленные зачаточные брахибласты. В генеративных почках, помимо перечисленных выше элементов, формируются зачатки мужских и (или) женских шишек

[Михалевская, 1963]. И.Г. Серебряков (1962) отмечал, что при разветвлении вегетативной почки у сосны образуется не годичный побег, а система вегетативного годичного побега. При прорастании генеративных почек развиваются еще более сложные системы, рассмотрение которых не входит в задачи данного исследования. Следует отметить, что обычно при описании побеговых систем сосны обыкновенной в качестве структурной единицы используют понятие «годичный прирост» или «годичный побег», под которыми подразумевают систему годичного побега. В нашей работе для облегчения описания побеговых систем сосны обыкновенной мы будем также придерживаться такой трактовки данных терминов.

Строение годичных приростов сосны обыкновенной было подробно рассмотрено W. Troll (1937), О.Б. Михалевской (1963) и Ф.А. Чепиком (1969, 1974). В основании ауксибласта находятся стерильные чешуевидные листья. В пазухах вышерасположенных чешуевидных листьев располагаются брахибласты. В основании брахибластов имеются пленчатые листья, за которыми следуют два, реже три зеленых листа (хвоинки) и верхушечная почка, остающаяся обычно в состоянии покоя (рис. 1, *a*).

В дистальной части ауксибласта в пазухах чешуевидных листьев формируются боковые почки возобновления, которые на следующий год дадут начало новым годичным приростам. Размеры почек в целом коррелируют с размерами образующихся из них на следующий год побегов. Самые крупные почки располагают ближе к верхушке ауксибласта, под верхушечной почкой. Из этих почек развиваются наиболее мощные годичные приросты, обеспечивающие акротонность ветвления. Исследования Ф.А. Чепика (1969) показали, что самые мелкие боковые почки длиной 1–3 мм, расположенные на границе с зоной брахибластов, остаются спящими (рис. 1, *b, c*). По нашим данным, длительность существования этих почек невелика: они сохраняют жизнеспособность до 4–5 лет и могут развиваться в годичные приросты следующего порядка (рис. 1).

Под воздействием различного рода экзогенных и эндогенных факторов верхушечные почки брахибластов способны прорасти и давать начало ауксибластам [Troll, 1937; Серебряков, 1962]. Ф.А. Чепиком (1974) было обнаружено, что из этих почек могут образоваться не только ауксибласты с брахибластами, а также брахибласты и структуры промежуточного строения. Следует обратить внимание, что верхушечные почки брахибластов сохраняют жизнеспособность до четырех лет. Это обусловлено тем, что сами брахибласты сосны обыкновенной живут обычно от одного до четырех лет и опадают целиком.

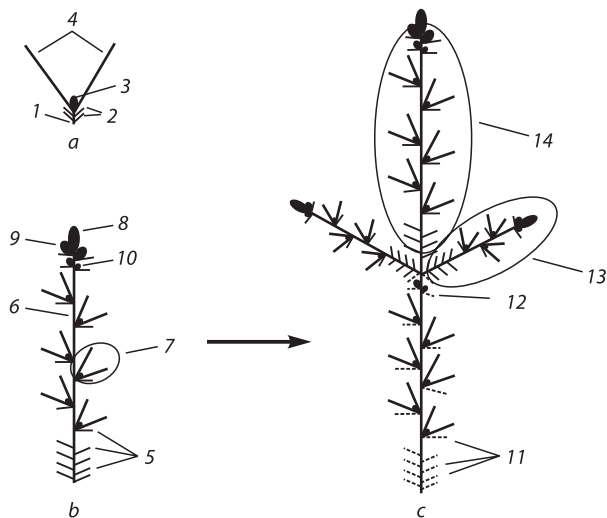


Рис. 1. Строение побегов и побеговых систем сосны обыкновенной:

a – строение брахибласта: 1 – стебель; 2 – пленчатые листья; 3 – верхушечная почка; 4 – хвоинки; *b* – строение годовичного прироста: 5 – чешуевидные листья ауксибласта; 6 – стебель ауксибласта; 7 – брахибласт; 8 – верхушечная почка ауксибласта; 9 – боковая почка возобновления ауксибласта; 10 – боковая спящая почка ауксибласта; *c* – строение двулетней побеговой системы: 11 – опавшие чешуевидные листья; 12 – боковая спящая почка ауксибласта; 13 – годовичный прирост, образовавшийся из боковой почки возобновления ауксибласта; 14 – годовичный прирост, образовавшийся из верхушечной почки ауксибласта

Fig. 1. Morphology of the Scots pine's shoots and shoot systems:

a – morphology of the brachyblast: 1 – stem; 2 – papery leaves; 3 – apical bud; 4 – needles; *b* – morphology of the annual height increment: 5 – auxiblast's cataphylls; 6 – auxiblast's stem; 7 – brachyblast; 8 – auxiblast's apical bud; 9 – auxiblast's innovation lateral bud; 10 – auxiblast's lateral resting bud; *c* – morphology of the biennial shoot system: 11 – abscised cataphylls; 12 – auxiblast's lateral resting bud; 13 – annual height increment, developed from the auxiblast's innovation lateral bud; 14 – annual height increment, developed from the auxiblast's apical bud

Ф.А. Чепик (1968, 1969) относит верхушечные почки брахибластов к спящим. Однако его исследования показали, что верхушечные почки брахибластов имеют разную продолжительность покоя. Они могут прорасти на следующий год после своего образования, или давать побеги через два-три года, или так и остаться в состоянии покоя. В первом случае эти почки выполняют функцию почек возобновления, а во втором – их действительно можно причислить к категории спящих почек.

Таким образом, у сосны обыкновенной имеется два типа резервных точек роста, имеющих весьма непродолжительный период функционирования. К первому типу относятся верхушечные почки брахибластов, ко второму – боковые почки, расположенные ниже мутовки боковых побегов.

Роль спящих почек в формировании кроны сосны обыкновенной

Наши наблюдения показали, что у сосны обыкновенной естественное старение и отмирание скелетных осей не вызывает формирование вторичной кроны. Небольшие и недолговечные побеги, образовавшиеся из спящих почек второго типа, можно наблюдать у деревьев, растущих под пологом леса, на болотах, причем на приростах возрастом до 4–5 лет. Возможно, это связано с тем, что в неблагоприятных условиях произрастания почки возобновления формируются в небольшом числе или могут вообще не образоваться, и все или большая часть боковых почек переходят в категорию спящих. О.И. Евстегнеев (2014) отмечал, что у сосен пониженной и низкой жизненности происходит сокращение интенсивности ростовых процессов и отмирание побегов и целых веточек. Годичные приросты, образовавшиеся из спящих почек, в определенной степени восполняют сокращение фотосинтезирующей поверхности, но существенного участия в формировании кроны дерева не принимают.

Роль верхушечных почек брахибластов в формировании побеговой системы дерева усиливается на последних этапах формирования ствола и ветвей, когда моноподиальный характер нарастания осей сменяется на симподиальный. Смена способа нарастания обусловлена естественным отмиранием верхушечных почек. Функцию побегов замещения может взять на себя один из боковых побегов или побег, образовавшийся из верхушечной почки брахибласта, ближайшего к верхушке [Серебряков, 1962]. Следует отметить, что в рассматриваемом случае верхушечные почки брахибластов ведут себя обычно как почки возобновления, поскольку формируют замещающий побег на следующий год после образования.

У сосны обыкновенной, по данным Ф.А. Чепика (1969), в процессе развития кроны нередко повреждаются верхушечные почки и молодые однолетние или двулетние побеги, в том числе и принимающие участие в формировании ствола. К повреждающим факторам относятся различного рода механические воздействия, энтомо- и фито-вредители. В результате повреждения смена моноподиального нарастания ствола

на симподиальное у данной древесной породы в среднем происходит через 5–7 лет. Если повреждается верхушечная почка, то перевершинивание осуществляется за счет одного из боковых побегов, который принимает направление роста материнского. В том случае, когда травматические события повреждают и все боковые побеги, то иницируются верхушечные почки брахибластов [Чепик, 1969], из которых формируются замещающие побеги. Таким образом, восстанавливается нормальный ход развития побеговой системы дерева. Однако следует отметить, что, в зависимости от характера повреждения, верхушечные почки брахибластов могут выполнять функции как почек регулярного возобновления, так и спящих почек.

Влияние животных на формирование кроны сосны обыкновенной

Дикие копытные животные (лоси, косули, олени) зимой и весной нередко питаются ветками сосны. У виргинильных растений первой подгруппы (v1) они могут объедать верхушки деревьев на уровне своего рта: косули на высоте 80 см, лоси – 150 см. Обычно животные скучивают часть годичного прироста или годичный прирост полностью (рис. 2, *a*). Результаты исследования, которые соответствуют данным Ф.А. Чепика (1969, 1974), показали, что если скучивается только часть годичного прироста, то верхушечные почки брахибластов массово просыпаются на оставшейся части годичного побега весной этого же года (рис. 2, *b*). Единичные брахибласты могут проснуться и на побеге прошлого года (рис. 2, *b*). Летом из этих почек формируются годичные приросты (рис. 2, *c*).

В том случае, когда годичный побег повреждается полностью, то просыпаются верхушечные почки брахибластов в верхней части прошлогоднего прироста. Если животные объедают не только верхушечный годичный побег, но и боковые побеги, то пробуждаются верхушечные почки брахибластов и на оставшихся частях боковых побегов. В начале июля под местом повреждения можно наблюдать образование мутовки годичных приростов. В мутовке может быть более 40 побегов длиной от 1 до 10 см (рис. 3, *b*).

Уже на следующий год большая часть годичных приростов, образовавшихся из верхушечных почек брахибластов, отмирает, и начинают доминировать несколько побегов (рис. 3, *c*). Затем один из побегов обгоняет в росте остальные побеги и принимает направление роста ствола. Остальные побеги мутовки могут дать начало мощным

боковым ветвям (рис. 3, *d*). Таким образом, происходит восстановление единственного ствола, что способствует конкурентному преимуществу в условиях недостаточного освещения в лесу или в густых посадках. Однако травмирование растений животными может привести к образованию деревьев, у которых на высоте 1–1,5 м ствол раздваивается. Могут даже формироваться 3–4-ствольные деревья. Следует отметить, что таких многоствольных низкорослых деревьев немного, и они приурочены к опушке леса.

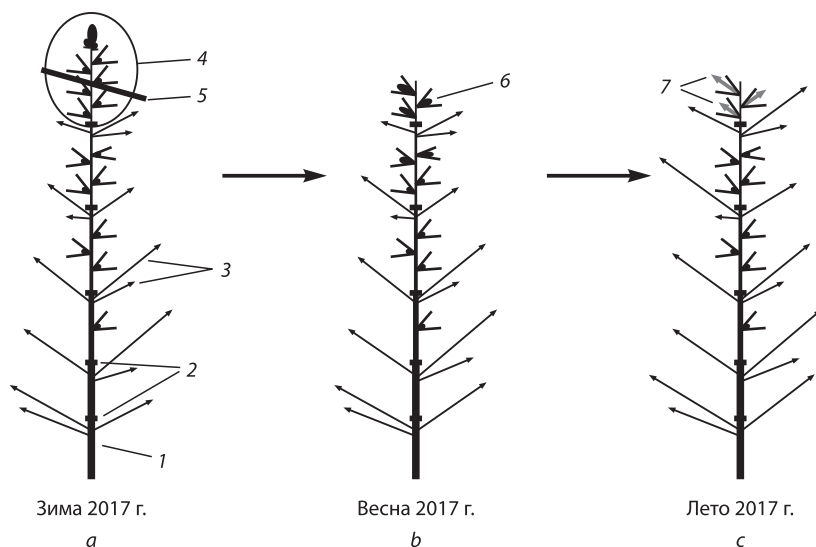


Рис. 2. Развитие побеговых систем из верхушечных почек брахибластов после обкусывания растений животными:

1 – ствол; 2 – границы между годичными приростами; 3 – мутовка боковых ветвей (без подробностей строения); 4 – годичный прирост 2016 г.; 5 – граница обкусывания годичного прироста животными зимой 2017 г.; 6 – проснувшаяся верхушечная почка брахибласта; 7 – годичный прирост, образовавшийся из верхушечной почки брахибласта

Fig. 2. Development of the shoot systems from the brachyblast's apical buds after the animal's bites:

1 – stock; 2 – border between the annual height increments; 3 – lateral branches verticil (without the morphology details); 4 – year 2016 annual height increment; 5 – the winter 2017 border of the annual height increment animal bites; 6 – awake brachyblast's lateral bud; 7 – annual height increment, developed from the brachyblast's apical bud

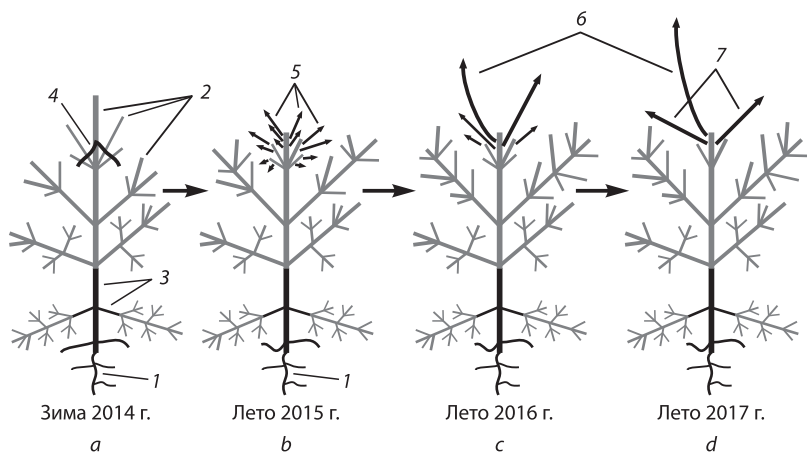


Рис. 3. Схема восстановления нормального хода развития ствола после обкусывания растений животными в зимний период:

1 – корень; 2 – охвоенные побеги; 3 – побеги с опавшей хвоей; 4 – граница обкусывания растений животными; 5 – годовичные приросты, образовавшиеся из верхушечных почек брахибластов; 6 – годовичный прирост, замещающий ствол; 7 – годовичные приросты, дающие начало мощным ветвям

Fig. 3. Pattern of the normal stock development recovery after the animal bites in winter:

1 – root; 2 – shoots packed with needles; 3 – shoots with abscised needles; 4 – border of animal bites; 5 – annual height increments, developed from the brachyblast's apical buds; 6 – stock replacing annual height increment; 7 – annual height increments which give rise to the massive branches

Формирование кроны сосны путем обрезки деревьев

Обрезку растений можно рассматривать как один из факторов механического воздействия на растения. В многочисленных руководствах по формирующей обрезке сосны обыкновенной рекомендуют проводить эту процедуру в середине июня, когда рост ауксисластов в высоту уже практически закончился, но хвоя брахибластов еще полностью не развернулась. Годичные приросты на всем дереве обрезают наполовину или на две трети [Обрезка сосны...] (рис. 4, а). Такой способ и сроки обрезки наносят растению минимальный вред.

Проведенные нами опыты показали, что после обрезки верхушечные почки десяти и более брахибластов, расположенные непосредственно под местом среза на приросте текущего года, увеличиваются в размерах, но годовичные приросты из них вырастают только на следующий год

(рис. 4, b, c). Наиболее мощные годичные приросты длиной до 10 см развиваются непосредственно под местом среза, образуя плотный пучок.

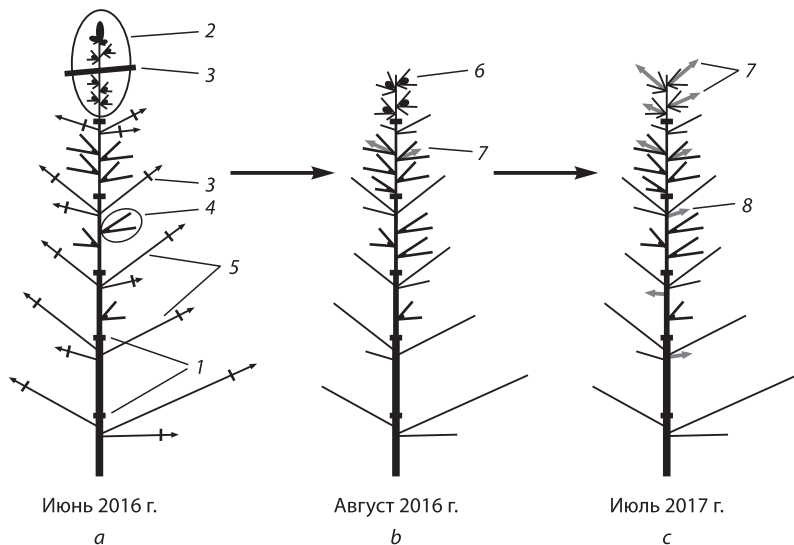


Рис. 4. Развитие побеговых систем после формирующей обрезки, проведенной в 2016 г.:

1 – границы между годичными приростами; 2 – годичный прирост 2016 г.; 3 – граница обрезки растущих годичных приростов в 2016 г.; 4 – брахибласт; 5 – боковые ветви (без подробностей строения); 6 – проснувшиеся почки брахибластов; 7 – годичные побеги, образовавшиеся из верхушечных почек брахибластов; 8 – годичные побеги, образовавшиеся из спящих почек, расположенных под мутовкой веток

Fig. 4. Shoot systems development after the year 2016 pruning:

1 – borders between the annual height increments; 2 – year 2016 annual height increment; 3 – border of the year 2016 growing annual height increments pruning; 4 – brachyblast; 5 – lateral branches (without the morphology details); 6 – awake brachyblast's buds; 7 – annual shoots developed from the brachyblast's apical buds; 8 – annual shoots developed from the resting buds located under the branches verticil

Наблюдения показали, что некоторые брахибласты, расположенные на прошлогоднем приросте в его дистальной части, могут прорасти в год проведения обрезки, давая начало небольшим годичным приростам. Кроме того, обрезка может стимулировать спящие почки и другого типа – расположенные под мутовками веток на приростах возрастом

2–3 года. Из них формируются небольшие побеги, возникновение которых практически никак не отражается на результатах обрезки (рис. 4, *b*, *c*).

Если формирующую обрезку проводить каждый сезон, то эта процедура приведет к образованию невысоких деревьев с компактной и красивой кроной. В противном случае произойдет перевершинивание, и дерево начнет приобретать характерный для сосны обыкновенной габитус.

Помимо формирующей, иногда проводят омолаживающую обрезку сосны. В этом случае сосну обрезают осенью или зимой, удаляя двух-трехлетние годовичные приросты. При этом в рекомендациях указывается, что ниже места обрезки должна сохраниться хотя часть хвои, иначе обрезанные ветви засохнут [Обрезка сосны...]. Проведенные нами опыты показали, что удаление трехлетних побеговых систем может привести к гибели дерева, поскольку на оставшихся частях брахибласты с их верхушечными почками отсутствуют, а спящие почки второго типа теряют жизнеспособность.

Обсуждение

Специфика организации побеговых систем сосны обыкновенной состоит не только в формировании разветвленных систем годовичного побега с резко выраженной дифференциацией побегов на удлиненные и укороченные. К таким особенностям следует отнести также отсутствие спящих почек в основании разветвленного годовичного побега, строгую приуроченность почек возобновления к дистальному концу годовичного прироста и способность верхушечных почек брахибластов брать на себя функции почек возобновления или спящих почек. К особенностям побеговой организации сосны обыкновенной следует отнести также и непродолжительный период, в течение которого спящие почки сохраняют свою жизнеспособность. Это касается как верхушечных почек брахибластов, так и спящих почек, расположенных под мутовкой боковых ветвей.

Характерной особенностью сосны обыкновенной является и невысокая способность всех типов спящих почек инициироваться в ответ на естественное старение осей архитектурной единицы, образующих первичную крону дерева. У лиственных пород спящие почки сохраняют жизнеспособность десятки и даже сотни лет. Благодаря этим почкам у деревьев в ответ на естественное старение ветвей первичной кроны формируется вторичная крона, которая постепенно замещает первичную. У старых генеративных растений ели обыкновенной, например,

80% всей хвои находится в системе побегов, образованных из спящих почек [Романовский, 2001]. У сосны сибирской спящие почки, расположенные под мутовкой ветвей, сохраняют жизнеспособность до 20 лет и формируют системы побегов, замещающие скелетные ветви первичной кроны [Горошкевич, Веласевич, 2000; Горошкевич, 2014]. У сосны обыкновенной роль аналогичных побегов в формировании кроны незначительна.

У лиственных пород восстановление нормального хода развития ствола после повреждения происходит за счет почек регулярного возобновления, спящих почек, расположенных в основании годичного прироста, или за счет поднятия ветвей.

У сосны обыкновенной повреждение одно-двулетних верхушек деревьев приводит к массовому пробуждению верхушечных почек брахибластов и к образованию плотного пучка замещающих побегов. Спящие почки, расположенные под мутовкой веток, существенной роли в травматических событиях не играют. При более сильном повреждении восстановление ствола может произойти за счет поднятия ветвей возрастом до 5–7 лет, находящихся ниже места повреждения.

Последствия декоративной обрезки сосны обыкновенной во многом сходны с последствиями травмирования деревьев животными. Однако животные, как правило, повреждают растения зимой или ранней весной, а обрезку рекомендуют проводить в июне. Кроме того, животное травмирует растения обычно один раз, а обрезку рекомендуют проводить ежегодно, иначе растение быстро утратит декоративную форму. Специфика расположения и непродолжительный период функционирования верхушечных почек брахибластов определяют и рекомендации по проведению не только формирующей, но и омолаживающей обрезки. Следует также учитывать, что брахибласты, еще не завершившие свое развитие, в отличие от полностью сформировавшихся, не способны сразу же образовать годичные приросты и могут в год проведения обрезки дать начало только почкам возобновления.

Выводы

1. У сосны обыкновенной отсутствие спящих почек в основании годичных приростов и сосредоточение почек возобновления в дистальной части приводит к тому, что верхушечные почки брахибластов и боковые почки ауксибластов могут взять на себя как функции спящих почек, так и функции почек возобновления.

2. По сравнению со спящими почками лиственных и других хвойных пород умеренной зоны, верхушечные почки брахибластов и боковые

почки ауксибластов у сосны обыкновенной менее приспособлены для выполнения функции резервных точек роста, т.к. имеют весьма непродолжительный период существования.

3. Для сосны обыкновенной не характерна вторичная крона, поскольку из-за быстрой утраты жизнеспособности спящие почки не способны формировать побеговые системы, замещающие отмирающие в результате естественного старения скелетные оси первичной кроны.

4. У данной древесной породы легкость и массовость пробуждения верхушечных почек брахибластов в ответ на травматические повреждения одно-трехлетних побеговых систем способствует быстрому восстановлению нормального развития ствола и формированию декоративной кроны при проведении обрезки.

Библиографический список / References

1. Горошкевич С.Н. Структура и развитие элементарного побега кедр сибирского // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2014. № 4 (28). С. 37–55. [Goroshkevich S.N. The structure and development of Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour) elementary shoot. *Tomsk State University Journal of Biology*. 2014. № 4 (28). Pp. 37–55.]

2. Горошкевич С.Н., Велисевич С.Н. Структура кроны кедр сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) на генеративном этапе онтогенеза // *Krylovia*. Т. 2. № 1. 2000. С. 110–122. [Goroshkevich S.N., Velisevich S.N. Crown structure in Siberian cedar (*Pinus sibirica* Du Tour) during generative stage of ontogenesis. *Krylovia*. Vol. 2. № 1. 2000. Pp. 110–122.]

3. Евстигнеев О.И. Поливариантность сосны обыкновенной в Брянском полесье // Лесоведение. 2014. № 2. С. 69–77. [Evstigneev O.I. The multivariate Scots pine in the Bryansk Polesye. *Russian Journal of Forest Science*. 2014. № 2. Pp. 69–77.]

4. Ермакова М.В. Классификация морфологических нарушений деревьев сосны обыкновенной в Зауралье // Актуальные проблемы гуманитарных и естественных наук. 2017. № 1. С. 43–41. [Ermakova M.V. Classification of morphological violations of the trees of Scotch pine in the Urals. *Aktual'nye problemy gumanitarnykh i estestvennykh nauk*. 2017. № 1. Pp. 43–41.]

5. Костина М.В., Барабанщикова Н.С. Особенности формирования вторичной кроны у некоторых аборигенных и интродуцированных голосеменных растений // Биоразнообразие: подходы к изучению и сохранению: Материалы Международной научной конференции, посвященной 100-летию кафедры ботаники Тверского государственного университета. Тверь, 2017. С. 183–186. [Kostina M.V., Barabanshchikova N.S. Features of formation of the secondary crown from some indigenous and exotic species gymnosperms. *Bioraznoobrazie: podkhody k izucheniyu i sokhranenyu: materialy Mezhdunarodnoi nauchnoi konferentsii, posvyashchennoi 100-letiyu kafedry botaniki Tverskogo gosudarstvennogo universiteta*. Tver, 2017. Pp. 183–186.]

6. Костина М.В., Барабанщикова Н.С., Ясинская О.И. Изучение кроны клена ясенелистного (*Acer negundo* L.) с позиций концепции архитектурных

моделей и реитерации // Вестник Удмуртского университета. Серия «Биология. Науки о Земле». 2016. Вып. 4. С. 32–42. [Kostina M.V., Barabanshchikova N.S., Yasinskaya O.I. The crown structure of *Acer negundo* L. as viewed from the standpoint of the concept of architectural models and reiteration. *Bulletin of Udmurt University. Series Biology. Earth Sciences*. 2016. Issue 4. Pp. 32–42.]

7. Котов М.М. Изменчивость сосны обыкновенной по адаптивным признакам в связи с условиями произрастания // Лесоведение. 1997. С. 51–60. [Kotov M.M. Variability of Scots pine on adaptive features in connection with growth conditions. *Russian Journal of Forest Science*. 1997. Pp. 51–60.]

8. Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. Классы метамеров деревьев // Журнал общей биологии. 1991. № 3. С. 409–420. [Mazurenko M.T., Khokhryakov A.P. Classes metamerous trees. *Zhurnal obshchei biologii*. 1991. № 3. С. 409–420.]

9. Михалеvская О.Б. Развитие почек сосны обыкновенной в условиях Московской области // Бюллетень Главного ботанического сада. 1963. Вып. 48. С. 61–68. [Mikhalevskaya O.B. Development of the buds of Scots pine in conditions of the Moscow region. *Bulletin of the Main Botanical garden*. 1963. Issue 48. Pp. 61–68.]

10. Обрезка сосны: правила формирования кроны. URL: <http://megaogorod.com/atricle/1639-obrezka-sosny-pravila-formirovaniya-krony> (дата обращения: 21.05.2017). [Obrezka sosny: pravila formirovaniya krony [Trimming of pine: rules for shaping the crown]. URL: <http://megaogorod.com/atricle/1639-obrezka-sosny-pravila-formirovaniya-krony>.]

11. Обрезка хвойных – творческий процесс. URL: <http://kamsaddeco.com/dizajn-sada/obrezka-hvojnyh.html> (дата обращения: 21.05.2017). [Obrezka khvojnykh – tvorcheskii protsess [Trimming coniferous – a creative process]. URL: <http://kamsaddeco.com/dizajn-sada/obrezka-hvojnyh.html>.]

12. Романовский А.М. Поливариантность онтогенеза *Picea abies* (Pinaceae) в Брянском полесье // Ботанический журнал. 2001. Т. 86. № 8. С. 72–85. [Romanovsky A.M. The multivariate ontogeny of the *Picea abies* (Pinaceae) in the Bryansk Polesye. *Botanical journal*. 2001. Vol. 86. № 8. Pp. 72–85.]

13. Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., 1952. [Serebryakov I.G. *Morfologiya vegetativnykh organov vysshikh rastenii* [Morphology of the vegetative organs of higher plants]. Moscow, 1952.]

14. Чепик Ф.А. Значение спящих почек укороченных побегов сосны // Проблемы геоботаники и биологии древесных растений. Научные труды Лесотехнической академии. 1969. № 128. С. 89–95. [Chepik F.A. The value of dormant buds short shoots of pine. *Problemy geobotaniki i biologii drevesnykh rastenii. Nauchnye trudy Lesotekhnicheskoi akademii*. 1969. № 128. Pp. 89–95.]

15. Чепик Ф.А. Морфогенез почек сосны обыкновенной // Лесная геоботаника и биология древесных растений. Межвузовские научные труды. 1974. Вып. 2. С. 155–160. [Chepik A.F. Morphogenesis of buds of Scots pine. *Lesnaya geobotanika i biologiya drevesnykh rastenii. Mezhvuzovskie nauchnye trudy*. 1974. Vol. 2. Pp. 155–160.]

16. Чепик Ф.А. Особенности формирования и строения замещающих побегов у *Pinus sylvestris* L. // Ботанический журнал. 1974. № 3. С. 321–433. [Chepik F.A. Peculiarities of formation and structure of the residual shoots from *Pinus sylvestris* L. *Botanical journal*. 1974. № 3. Pp. 321–433.]

17. Шитт П.Г. Учение о росте и развитии плодовых и ягодных растений. М., 1958. [Shitt P.G. *Uchenie o roste i razvitiy plodovykh i yagodnykh rastenii* [Teaching about the growth and development of fruit and berry plants]. Moscow, 1958.]

18. Barthélémy D., Caraglio Y. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Ann. Bot.* 2007. Vol. 99. Pp. 375–407.

19. Gruber F. Die Anpassung der Fichtencrone (*Picea abies* (L.) Karst.) über die Trieb-bildungs arten. *Schweizer Zeitschrift Forstwesen.* 1988. Jg. 139. № 3. S. 173–201.

20. Hallé F., Oldeman R.A.A., Tomlinson P.B. *Tropical Trees and Forests.* Berlin, 1978.

21. Kostina M.V., Barabanshikova N.S., Bityugova G.V., Yasinskaya O.I., Dubach A.M. Structural Modifications of Birch (*Betula pendula* Roth.) Crown in Relation to Environmental Conditions. *Contemporary Problems of Ecology.* 2015. Vol. 8. № 5. Pp. 584–597.

Статья поступила в редакцию 23.08.2017.

The article was received on 23.08.2017.

Костина Марина Викторовна – доктор биологических наук, доцент; профессор кафедры ботаники Института биологии и химии, Московский педагогический государственный университет

Kostina Marina V. – Dr. Biol. Hab.; Professor of Department of Botany of Institute of Biology and Chemistry, Moscow Pedagogical State University, Russian Federation

E-mail: mkostina@list.ru

Барабанщикова Наталья Сергеевна – кандидат биологических наук; доцент кафедры ботаники Института биологии и химии, Московский педагогический государственный университет

Barabanshchikova Natalya S. – PhD in Biology; Associate Professor of Department of Botany of Institute of Biology and Chemistry, Moscow Pedagogical State University, Russian Federation

E-mail: baraba@list.ru